Tripneustes ventricosus austriacus nov. ssp. ein tropischer Seeigel aus dem Torton des Wiener Beckens

Von A. F. Tauber
(Geologische Abteilung des Burgenländischen Landesmuseum Eisenstadt)

Mit 1 Tafel und 4 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Mai 1951)

Aus den durch ihren Fossil- und insbesondere auch Echinidenreichtum seit altersher bekannten Strandablagerungen des Tortonien von Kalksburg bei Wien barg ich 1949 ein Schalenbruchstück eines Seeigels, das sich durch seine kräftigen Warzenreihen und die dreizeilige Anordnung der Porenpaare schon auf den ersten Blick von allen bisher aus dem Wiener Becken bekanntgewordenen Echinidenresten unterschied (Taf. 1, a, b). Das etwa 8 cm^2 große Bruchstück umfaßt ein halbes Interambulacralfeld, ein halbes Ambulacralfeld und Bruchteile der anschließenden zweiten Ambulacralfeldhälfte, jeweils in der Höhe von 7 Platten.

Erhaltungszustand.

Das sehr gut erhaltene Fragment ist von weißlicher Farbe; an minimalen Bruchstellen, die bei der Präparation der Porenkanäle unvermeidlich waren, ist ersichtlich, daß die Schalensubstanz, wie gewöhnlich, in spätigen, weißen Kalzit umkristallisiert ist. Unter dem Binokular erkennt man an der Schaleninnenfläche und im Querschnitt zahllose dunkle Pünktchen, die sich als die nun mit klarem Kalzit ausgefüllten Hohlräume im spongiösen Feinbau der Seeigelschale erweisen. Die Suturen, mit denen die Täfelchen aneinandergrenzen, zeichnen sich unter dem Binokular als feine dunkle Linien ab. Die das Fragment begrenzenden Bruchflächen entsprechen nicht dem Verlauf der Spaltflächen der Kalzit-

metamorphose, sind schwach korrodiert, zum Teil noch mit angekitteten Sandkörnchen behaftet und beweisen solcher Art, daß die Zerbrechung der Schale bereits vor der Fossilisation erfolgte.

Orientierung des Bruchstückes.

Für die systematische Einordnung des Fundobjektes ist die Erkennung der Schalenregion, aus welcher dieses Bruchstück stammt, von wesentlicher Bedeutung, da ja die Stellung der Poren, die Zahl der Warzenreihen, die Warzengröße und mancherlei andere systematisch wertvolle Skulptur- und Baueigenschaften der Seeigelschale in verschiedenen Schalenregionen recht beträchtliche Differenzen aufweisen.

Die Taf. 1, a, zeigt, daß die Größe der Warzen gegen die schmälere Breitseite des Schalenbruchstückes zu abnimmt; besonders deutlich wird dies an den zwischen den Porenreihen stehenden Sekundärwarzenreihen, von denen eine nahezu verschwindet. Solche Verhältnisse finden sich bei morphologisch ähnlichen Echiniden sowohl in der Nähe des Scheitels als auch in der Gegend des Foramen magnum. Während nun aber bei Annäherung an die apikale Zone die kleiner werdenden Warzen einander in immer größeren Abständen folgen, beobachtet man in der Umgebung des Foramen magnum eine zunehmend gedrängte Stellung der kleiner werdenden Warzen — ein Fall, den unser Fundobjekt verwirklicht. Die schmälere Breitseite des Fundstückes ist also gegen das Foramen magnum hin zu orientieren, die breitere gegen den Ambitus zu. Dies wird auch durch den Verlauf der Porenkanäle bewiesen. Der auf Taf. 1, a, links, auf Taf. 1, b, rechts liegende Bruchrand des Fragmentes trifft die innere Porenreihe des Ambulacralfeldes im medianen Längsschnitt (Abb. 3 b). Dieser zeigt, daß die Porenkanäle die Schale nicht senkrecht, sondern schräg, und zwar so durchbrechen, daß die Porenkanäle gegen außen und den breiten Bruchrand zu verlaufen; bei Vergleich mit verwandten rezenten Formen gestattet diese Lage der Porenkanäle eine eindeutige Orientierung des Schalenstückes, die mit dem an den Warzenreihen gewonnenen Ergebnis vollkommen übereinstimmt, indem auch bei rezenten Echiniden verwandter Arten im periostomalen Schalenbereich schräg die Schale durchsetzende Porenkanäle auftreten, die von innen-peristomal nach außen-ambital verlaufen. Vom Ambitus aufwärts bis zum Periprokt stehen bei diesen die Porenkanäle hingegen senkrecht zur Schalenoberfläche.

Weitere wesentliche Aufschlüsse über die Position des Bruchstückes an der ursprünglichen Schale lassen sich aus den Ab-

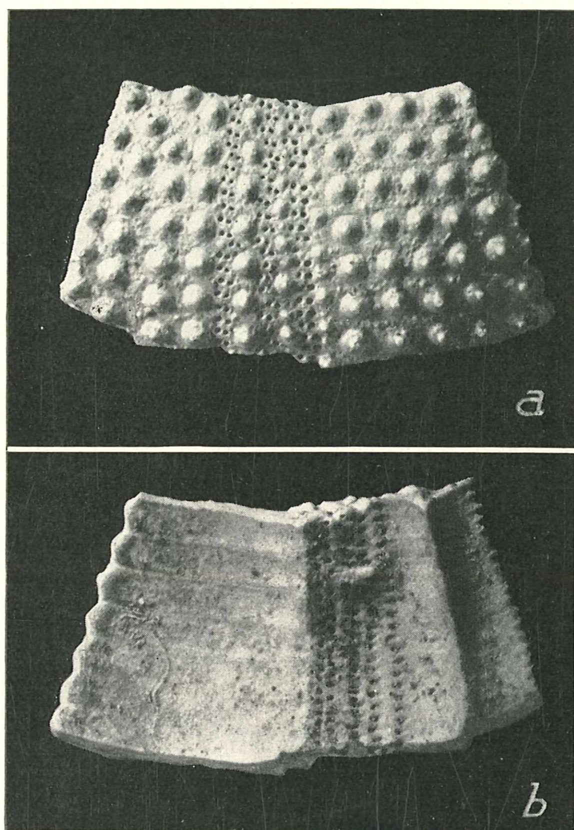


Abb. 1. *Tripneustes ventricosus austriacus* nov. ssp. Subambitales Schalenfragment aus dem Torton von Kalksburg bei Wien. Holotyp. 2 mal natürl. Größe.

a) Schalenaußenseite. b) Schaleninnenseite.

messungen des Fundobjektes gewinnen. Am schmäleren horizontalen Bruchrand beträgt die Breite des halben Ambulacralfeldes 11,6 mm, des halben Interambulacralfeldes 14,6 mm; daraus errechnet sich ein Schalenumfang in dieser Zone von 26 cm und ein Durchmesser von etwa 8 cm. Entsprechend mißt man am breiteren horizontalen Bruchrand eine Breite des halben Ambulacralfeldes

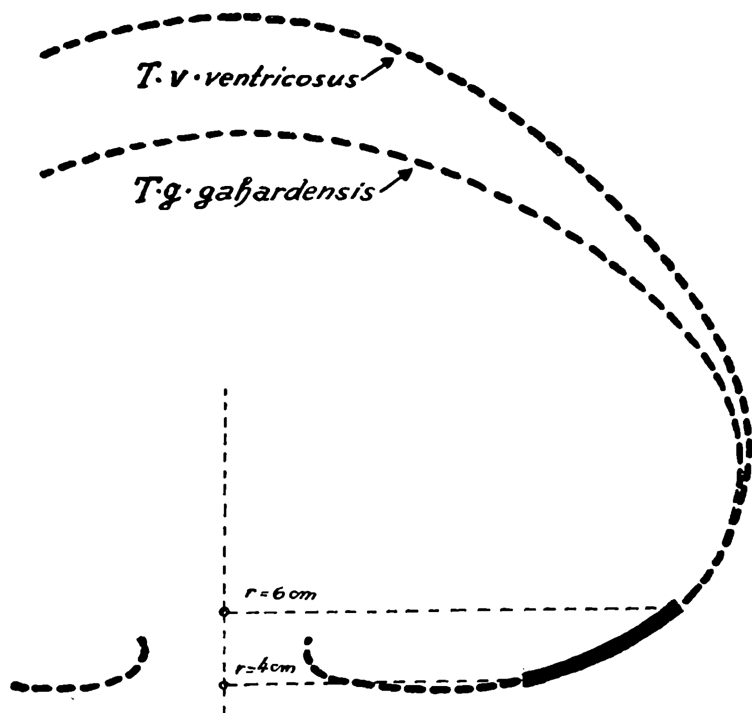


Abb. 2. Rekonstruktion der Lage des Schalenbruchstücks (voll ausgezogen) und der Größe und Gestalt von *Tripneustes ventricosus austriacus* nov. ssp. — Die beiden dick gestrichelt ausgezogenen Querschnitte repräsentieren etwa die Schwankungsbreite der Gestalt bei verwandten Formen.

von 17 mm und eine solche des halben Interambulacralfeldes von 21 mm, woraus sich in dieser Zone ein Umfang von 38 cm und ein Durchmesser von 12 cm ergibt. Aus diesen Anhaltspunkten läßt sich, wie Abb. 2 zeigt, eine genaue Lokalisierung des Schalenbruchstückes vornehmen, die dem Fragment einen Platz in der subambitalen Schalenregion zuweist.

Größenverhältnisse.

Die in Abb. 2 vorgenommene Rekonstruktion gestattet, die Größe des Seeigels, dem das Bruchstück entstammt, wenigstens annähernd festzustellen. Nimmt man die Schalengestalt nächstverwandter fossiler und lebender Echiniden als Grundlage für die Rekonstruktion, so kommt man bezüglich des Schalendurchmessers zu sehr bestimmten Vorstellungen. Er ergibt sich zu etwa 14 cm. Keine genaueren Anhaltspunkte lassen sich jedoch bezüglich der Schalenhöhe gewinnen, doch darf mit Rücksicht auf die im einzelnen sehr variable Schalenform verwandter Arten eine Schalenhöhe von 7 bis 9 cm als wahrscheinlich gelten (vgl. Abb. 2). Damit erweist sich unser Fundobjekt als eine der größten Arten der Gattung, indem sie nur von *Tripneustes proavis* Duncan und Sladen aus dem Miozän Indiens mit einem Durchmesser von etwa 17 cm und von den größten Exemplaren der rezenten Arten *Tripneustes ventricosus* Lamarck mit 15 cm (Mortensen 1943, S. 491) und *Tripneustes gratilla* Linné mit 14,5 cm Durchmesser (Mortensen 1943, S. 503) übertroffen wird.

Systematik.

Die höheren Kategorien der Echiniden werden seitens der modernen Systematik auf Merkmale des Kauapparates (Laterne) gegründet.

Von der Unterordnung abwärts aber spielen der Bautyp der Ambulacralplatten, die Ausbildung der Warzenreihen usw. die entscheidende Rolle, obwohl es auch hier nicht an Versuchen gefehlt hat, die Systematik auf die Laternenmerkmale zu gründen (z. B. Bell 1879).

Ordnung **Camarodonta** Jackson 1912.

Unterordnung **Temnopleurina** Mortensen 1942.

Familie **Toxopneustidae** Troschel 1872 emend. Mortensen.

Genus geographicum ***Tripneustes*** L. Agassiz 1838.

Synonyma: *Hipponoë* Gray 1840 nomen nudum, außerdem präokkupiert durch *Hipponoë* Audouin et Milne Edwards 1830 — ein Annelidengenus — trotzdem insbesondere für fossile Formen lange Zeit allgemein in Gebrauch.

Heliechinus Girard 1850.

In der Literatur findet man als Jahr der Aufstellung der Gattung *Tripneustes* überall 1841 zitiert. Tatsächlich wurde diese Gattung aber schon bei Agassiz 1838 gültig aufgestellt, indem „*Echinus*“ *ventricosus* Lamarck als Hologenotypus der neuen Gattung *Tripneustes* designiert wurde. „Dans un travail encore inédit sur les espèces de l'ancien genre *Echinus* ... j'ai établi les coupes suivantes, dont je me bornerai à citer les types... *Tripneustes (E. ventricosus)*“ (Agassiz 1938, Kapitel „Observations sur les progrès récents de l'histoire naturelle des echinodermes“, p. 7). Die schriftliche Diagnose der Gattung folgte allerdings erst 1841 mit den Worten[1]: „Le genre *Tripneustes* est caractérisé par trois rangées verticales et parallèles de doubles pores dans chaque demi-aire ambulacraire et par une rangée principale de tubercles aux bords internes des plaques interambulacraires...“ (Agassiz 1841, p. VIII).

Die bei nicht allzu enger Artauffassung nur geringe Anzahl der rezenten Vertreter dieser Gattung sind von Mortensen 1943 in drei Arten vereinigt worden. Ihnen allen ist die große, mehr oder minder halbkugelige Gestalt gemeinsam. Die schmalen, langen Platten des Ambulacrums, von denen normalerweise nur jede dritte oder vierte die Hauptwarzen des Zwischenporenfeldes trägt, erweisen sich als aus je drei schmalen, langen Einzelplättchen nach echinoidem Bauplan zusammengesetzt[2]. Die Porenfelder sind breit und weisen drei durch Warzenreihen getrennte, vertikale Reihen von Porenpaaren auf, wobei die beiden äußeren Reihen meist ziemlich regelmäßige, die mittlere Reihe hingegen eine schief-bogenförmige Stellung von je drei übereinanderliegenden Porenpaaren aufweisen (vgl. Abb. 4 c). Alle diese Eigenschaften finden sich ebenso auch bei sämtlichen fossilen Tripneustiden, wodurch sich diese kleine Gattung systematisch scharf umrissen zeigt.

Als besonders charakteristisch für die Gattung erweist sich der Verlauf der Porenkanäle am horizontalen Schalenquerschnitt. Da diese Verhältnisse meines Wissens noch nicht beschrieben sind, andererseits an dem fossilen Rest gut zu beobachten waren und daher ein hier gut verwertbares Gattungskriterium darstellen, das sich vor allem bei der generischen Bestimmung von Bruchstücken, insbesondere bei der Unterscheidung von anderen Echinidengenera, die ebenfalls drei Reihen von Porenpaaren in jeder Ambulacralhälfte aufweisen (*Holopneustes*, *Stomopneustes*, *Pelanechinus*), be-

[1] Die Definition ist nur soweit zitiert, als sie auf die an unserem Bruchstück sichtbaren Merkmale Bezug hat.

[2] Der Bau der einzelnen Ambulacraltäfelchen läßt sich an unserem Objekt jedoch leider nicht mehr beobachten.

währen dürfte, widme ich ihnen eine kurze Darstellung. Betrachtet man das Schalenbruchstück von innen (Taf. 1, b), so findet man nicht, wie an der Außenseite, sechs Porenreihen, sondern nur fünf. Bei näherem Zusehen ergibt sich allerdings, daß die mittlere der fünf Porenreihen doppelt so viele Poren hat wie jede der restlichen vier Reihen. Präpariert man die Poren im Schalenquerschnitt, so beobachtet man eine eigentümliche Überkreuzung der Porenkanäle (Abb. 3 a) dergestalt, daß die an der Schalenaußenfläche sichtbare

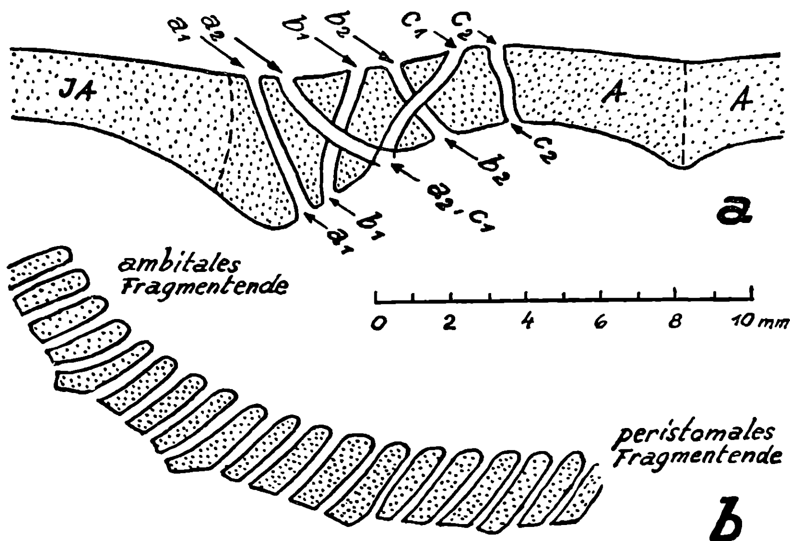


Abb. 3. Porenkanäle von *Tripneustes ventricosus austriacus* nov. ssp.
a) Verlauf der ambulacralen Porenkanäle im horizontalen Schalenquerschnitt. A = Ambulacralplatte, IA = Interambulacralplatte.
b) Verlauf der ambulacralen Porenkanäle (c_2) im medianen Schalenlängsschnitt.

Reihenfolge der Porenpaare (a_1, a_2; b_1, b_2; c_1, c_2) an der Schaleninnenfläche gänzlich verlorengeht (a_1, b_1; $a_2 + c_1$; b_2, c_2; Abb. 3 a).

Genau gleiche Verhältnisse herrschen auch bei *Tripneustes gratilla* Linné, wie aus einer Abbildung der Schaleninnenseite bei Mortensen 1943 (Pl. XXXVIII, fig. 3) hervorgeht. Mir liegt eine rezente westindische Tripneustesform aus der Echinidensammlung des Naturhistorischen Museums in Wien vor, die eher mit *Tripneustes depressus* A. Agassiz als mit *Tripneustes ventricosus* Lamarck übereinstimmt (Bewarzung, Bau des Am-

bulacrums, Schalenform). Auch an diesem Stück ist die Überkreuzung der Porenkanäle zu beobachten. An diesem relativ zartschaligen Objekt fallen aber die Porenkanäle a_2 und c_1 an der Innenseite nicht ganz zusammen, sondern bilden zwei eng nebeneinanderliegende Reihen, so daß die Porenreihenfolge der Schaleninnenseite a_1, b_1; a_2, c_1; b_2, c_2 lautet. Bei *Tripneustes ventricosus ventricosus* aus Westindien fallen dagegen a_2 und c_1 an der Schaleninnenseite wie bei unserem Fundobjekt zu einer Reihe zusammen.

Die relativ beschränkte Beweglichkeit der Seeigel hat die Ausbildung zahlreicher Lokalvarietäten, Standortsformen und geographischer Rassen zur Folge. Diesem Umstand wurde bisher weder von neozoologischer noch von paläontologischer Seite entsprechend Rechnung getragen. Macht sich in der modernen neozoologischen Literatur eine Tendenz zur Zusammenziehung unter Vernachlässigung von Lokalformen und Rassen bemerkbar (Mortensen 1943), so zeichnet sich im paläozoologischen Echinidenschrifttum eine gegenteilige Entwicklung ab, indem hier trotz nächster Verwandtschaft und des Vorhandenseins von Übergängen dutzende neuer Arten aufgestellt werden (Vardász 1915). In beiden Fällen könnte die Anwendung der trinären Nomenklatur unter Berücksichtigung der geographischen Variabilität viel zur Schaffung einer übersichtlichen und den tatsächlichen verwandtschaftlichen Verhältnissen besser entsprechenden Systematik beitragen, worauf bereits Rensch 1934 hingewiesen hat. Überzeugend ist in dieser Hinsicht das Studium der rezenten *Tripneustes*-Arten. So gut die Gattung *Tripneustes* begrenzt ist, so unscharf sind die zugehörigen Arten charakterisiert. In der Literatur erscheinen etwa 20 Namen für rezente Tripneustiden, die Mortensen 1943 als Synonyma zu drei Arten stellt. Die Abgrenzung dieser drei Arten voneinander erweist sich nun als recht verschwommen. Die einzigen Unterscheidungsmerkmale, die nach dem bis jetzt untersuchten Material noch verblieben sind, sind nicht nur recht zweitrangiger Natur (sie betreffen die mehr oder weniger dichte Bestachelung der Mittelabschnitte der Ambulacralia und Interambulacralia und die Anzahl und Größe der Platten in der Buccalmembran), sondern sind auch nicht ganz konstant. „But all these characters are more or less variable ... and naked tets of specimens without locality may not always be identifiable with certainty“ (Mortensen 1943, S. 508). Der Autor kommt zu dem Schluß, daß diese Arten auf das nächste miteinander verwandt sind und wirklich konstante Artunterschiede nicht zeigen, z. B. „In the present stage of our knowledge it is scarcely possible to tell exactly by which characters this West American species differs from

the West Indian *Tr. ventricosus*“ Mortensen 1943, S. 499). Dies hat bereits 30 Jahre vor ihm H. L. Clark erkannt und dem Gedanken Ausdruck verliehen, daß die drei Arten in Wahrheit zu einer einzigen Art zusammengehören (Clark 1912, S. 285). Tiergeographisch gesehen, bedeutet dies nichts anderes, als daß die drei Arten Mortensens in Wirklichkeit Rassenkreise darstellen, die in ihrer geographischen oder individuellen Variabilität einander etwas überschneiden und solcherart ein Genus geographicum bilden. Daß dem tatsächlich so ist, erkennt man, wenn man an Hand der vorhandenen Literaturangaben die Verbreitung der einzelnen Rassenkreise kartenmäßig zur Darstellung bringt (Abbildung 5). Es hebt sich hier ein atlantischer [*Tripneustes ventricosus* (Lamarck 1816)], ein indo-ostpazifischer [*Tripneustes gratilla* (Linné 1758)] und ein westpazifischer Rassenkreis [*Tripneustes depressus* (A. Agassiz 1863)] heraus, die in der tropischen Zone der Meere geographisch vikariieren.

Mortensen erklärt sich die unscharfe Trennung seiner *Tripneustes*-Arten damit, daß in der Tethys alle rezenten Arten eine einzige Spezies gebildet hätten und daß die Zeit seit deren Zerteilung in eine indopazifische, atlantische und westamerikanische Gruppe zu kurz gewesen sei, um wirklich gute Arten aus diesen Gruppen zu machen (Mortensen 1943, S. 508). Tatsächlich standen ja teilweise bis zum Obermiozän bzw. Pliozän die großen Meere auch durch die Tethys und die Meerenge von Panama in Verbindung, aber andererseits sehen wir sowohl im tethyschen und paratethyschen Bereich als auch außerhalb desselben bereits im Miozän eine so weitgehende Differenzierung der *Tripneustes*-Formen, wie sie vom rezenten Material nicht mehr überboten wird[3], so daß von einer einheitlichen miozänen Art nicht die Rede sein kann; vielmehr zeigt sich, daß die am rezenten Material feststellbare geographische Differenzierung in Rassenkreise tief ins Miozän zurückreicht.

Rassenkreis: *Tripneustes ventricosus* (Lamarck 1816).
Synonyma: *Heliechinus gouldii* Girard 1850.
Hipponoë esculenta A. Agassiz 1872 (in der älteren Literatur allgemein in Gebrauch).

Bei allen hierher zu stellenden Formen handelt es sich um große Tiere von über 10 cm Schalendurchmesser und sehr variabler

[3] Vgl. z. B. den fast warzenlosen *Tripneustes schneideri* Boehm 1882 aus dem Miozän von Madura mit dem von größten Warzen bedeckten *Tripneustes gahardensis* Lambert 1906 aus dem südwesteuropäischen Miozän.

Schalenform. Die Ambulacra sind durchwegs sehr breit und erreichen 75—100% der Breite der Interambulacra. Die 10—12 vertikalen Warzenreihen der Interambulacra bilden sowohl in vertikaler wie auch in horizontaler Richtung meist wohlgeordnete Reihen, besonders in der subambitalen Region, wo die Sekundärwarzen dieselbe Größe wie die Primärwarzen erreichen. Die Interambulacra tragen jederseits eine adambulacrale Reihe kleiner Sekundär- und Miliarwarzen, welche mit den erstgenannten entweder regelmäßig alternieren oder unregelmäßig aufeinanderfolgen. Die Ambulacra dieses Formenkreises sind durch Porenfelder ausgezeichnet, deren Breite jener der Zwischenporenfelder nicht viel nachsteht und diese adoral manchmal sogar übertrifft. In den Porenfeldern wird die äußere von der mittleren Porenpaarreihe durch eine regelmäßige Reihe von Sekundärwarzen getrennt, ebenso die mittlere von der inneren Porenpaarreihe, wobei sich adinterambulacral nicht selten eine zweite und dritte Reihe von kleinen Miliarwarzen hinzugesellt. Die Interporenfelder tragen vier Warzenreihen, wobei entweder alle vier Reihen aus gleichgroßen Warzen bestehen — dies wenigstens in der subambitalen Region — oder aber die äußeren oder inneren Warzenreihen stärker entwickelt sind.

Schon die hier gegebene Diagnose läßt eine bedeutende Variabilität dieser Species geographica erkennen. Dennoch wurden bisher keine Varietäten unterschieden. Mortensen schreibt selbst, daß Anzeichen von Lokalvarietäten vorhanden sind, „but these variations are not so pronounced that it is possible to distinguish varieties thereby" (Mortensen 1943, S. 496). Das ist Ansichtssache. Mit der den meisten paläozoologischen Autoren eigenen engen Artauffassung wären aus diesen Lokalvarietäten sicherlich Arten geworden.

Das eben Gesagte gilt in besonderem Maß von einer an der westafrikanischen Küste lebenden Form, die von der typischen westindischen deutlich abweicht, indem sie von dunklerer Farbe ist und zahlreichere und kleinere Warzen besitzt. Auch bezüglich dieser Form konnte sich Mortensen nicht entschließen, sie als Varietät abzutrennen (Mortensen 1943, S. 496, Pl. XXXIII, fig. 4).

Eine weitere, in entgegengesetzter Richtung, aber nicht weniger weit abweichende Form bildet Mortensen 1943, Pl. XXXVII, fig. 11, aus St. Thomas (Westindien) ab, eine Varietät, die besonders durch die in großen Abständen stehenden Primärwarzen der Interambulacra, zwischen denen große Miliarwarzen auftreten, charakterisiert wird.

An fossilen Formen konnte bisher nichts in diesen Rassenkreis gestellt werden. Möglicherweise darf ein alter, gut abgebildeter Fund aus der Gegend von Vicenza (*Echinus marinus saxeus* ... Chiocco 1622), der sich der näheren Nachprüfung entzieht, hierher gestellt werden.

Diesem Rassenkreis fügt sich unser Fundobjekt zwanglos ein und darf so als erster fossiler Vertreter desselben gelten.

Tripneustes ventricosus austriacus nov. ssp.

Material: Bruchstück der subambitalen Schalenregion, ein halbes Interambulacralfeld, ein Porenfeld und ein Interporenfeld umfassend.

Holotyp: Sammlung A. F. Tauber, Wien (Tafel 1 a, b).

Fundort: Steinbruch und Sandgrube zwischen der Straße Kalksburg—Liesing und dem Friedhof von Kalksburg (am östlichen Ortsende von Kalksburg).

Fundschichte: Grobsand unter der fossilreichen Kalkbank (unterer Sand) Tortonien.

Diagnose: Eine große Form von etwa 140 mm Durchmesser. Interambulacralia mit kräftigen gleichgroßen Warzen, die in vertikaler und horizontaler Richtung in Reihen genau ausgerichtet sind. Zwischen den Primärwarzen horizontale und vertikale Reihen von Granulae, die die Warzenhöfe quadratisch begrenzen. Jede Interambulacraltafel trägt fünf solcher Warzen. Adambulacral eine Reihe von Miliarwarzen, die mit den Hauptwarzen alternieren; zwischen den Miliarwarzen Granulae. In der subambitalen Region sind die Ambulacra breit (80% bis 81% der Breite der Interambulacra). Zwischen den Porenpaarreihen je eine Reihe Sekundärwarzen, von denen die äußere beträchtlich schwächer ist und peristomal rasch in Miliarwarzen übergeht, während die innere ambital die Größe der Primärwarzen erreicht. Die mittlere Porenreihe liegt der äußeren etwas näher als der inneren Porenreihe. Im Zwischenporenfeld trägt etwa jede dritte Ambulacraltafel zwei gleichgroße Warzen, die den Interambulacralwarzen an Größe nicht nachstehen, in vertikaler Richtung genau ausgerichtete Reihen bilden und von unregelmäßig stehenden Granulae umgeben sind. Die Platten der Ambulacra befolgen hinsichtlich ihrer Größe, Gestalt und Bewarzung einen Dreierrhythmus, indem in der subambitalen Region je eine annähernd gleichmäßig schmale (1), weiters eine gegen innen zu verbreiterte (2) und schließlich eine kürzere und daher die Mitte des Ambulacrums nicht mehr erreichende Platte (3) einander in regel-

mäßigem Wechsel ablösen (vgl. Abb. 4 b). In der Regel trägt die mit (2) bezeichnete verbreiterte Platte die beiden Zwischenporenfeldwarzen, die mit (3) gekennzeichnete kurze Platte die innere der beiden Porenfeldwarzenreihen.

Unterscheidungsmerkmale: *Tripneustes ventricosus austriacus* nov. ssp. unterscheidet sich von *Tripneustes ventricosus ventricosus* dadurch, daß bei der letzterwähnten Subspezies die mittlere von der äußeren Porenpaarreihe durch zwei bis drei meist unregelmäßige Sekundärwarzenreihen getrennt wird, während diese Trennung bei *Tripneustes ventricosus austriacus* nur durch eine Sekundärwarzenreihe bewerkstelligt wird. Ferner liegt bei *Tripneustes ventricosus ventricosus* die mittlere Doppelporenreihe näher zur inneren, bei *Tripneustes ventricosus austriacus* aber näher zur äußeren Doppelporenreihe.

Von der vorhin genannten afrikanischen Subspezies des *Tripneustes ventricosus* (nicht unterschiedene Varietät des *Tripneustes ventricosus* bei Mortensen 1943, S. 496, Pl. XXXIII, fig. 4) unterscheidet sich *Tripneustes ventricosus austriacus* vor allem durch die weniger zahlreichen, dafür aber in exakten Horizontal- und Vertikalreihen angeordneten Warzen auf den ersten Blick. Bei der afrikanischen Subspezies liegen ganz im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Tripneustes ventricosus austriacus* die mittleren und inneren Porenpaarreihen außerdem extrem nahe beieinander, während die mittleren und äußeren Porenpaarreihen wie bei *Tripneustes ventricosus ventricosus* durch zwei bis drei unregelmäßige Warzenreihen voneinander getrennt werden.

Von der bereits erwähnten Subspezies aus St. Thomas (nicht unterschiedene Varietät des *Tripneustes ventricosus* bei Mortensen 1943, Pl. XXXVII, fig. 11) unterscheidet sich *Tripneustes ventricosus austriacus* durch reichlichere, dichterstehende und exakter in Reihen geordnete Warzen und durch das Fehlen der großen Miliarwarzen zwischen den Primärwarzen der Interambulacra und der Zwischenporenfelder, die an der Subspezies aus St. Thomas so sehr ins Auge fallen. Im Gegensatz zu *Tripneustes ventricosus austriacus* sind bei der Subspezies aus St. Thomas die Warzen des Zwischenporenfeldes ungleich groß, indem die Warzen der äußeren Reihen bedeutend größer sind und dichter stehen als die der inneren. Die mittlere Porenpaarreihe ist wie bei allen bisher bekannten Tripneustiden auch bei der afrikanischen Subspezies der inneren Porenpaarreihe genähert.

Beziehungen zu anderen Rassenkreisen rezenter und fossiler Tripneustiden: Eine auf den ersten Blick frappante Ähnlichkeit zeigt unser Fundobjekt mit

Tripneustes gratilla gahardensis Lambert 1906[4] aus dem Unterhelvet von Vilovi bei Panades (Provinz Barcelona) und den Faluns der Bretagne. Als einzigen ins Auge fallenden Unterschied wüßte ich nur anzugeben, daß die äußeren Warzenreihen der Zwischenporenfelder aus bedeutend größeren Warzen bestehen als die inneren Warzenreihen (Lambert 1906, Pl. 5[5], fig. 12), während ja bei *Tripneustes ventricosus austriacus* äußere und innere Reihen gleichgroße Warzen haben. Der Gedanke, *Tripneustes gahardensis* als weiteren fossilen Vertreter zum Rassenkreis des *Tripneustes ventricosus* zu stellen, liegt daher zunächst sehr nahe. Untersucht man jedoch den feineren Bau des Ambulacrums bei den in Rede stehenden Formen (vgl. Abb. 4 a, b, c), so kommt man zu dem Resultat, daß *Tripneustes gahardensis* trotz aller Ähnlichkeit in der Ornamentation in die unmittelbare Nähe von *Tripneustes gratilla* (Linné 1758) zu stellen ist, denn der Bautypus des Ambulacrums ist, wie ich an rezentem Vergleichsmaterial feststellen konnte, nahezu derselbe (vgl. Abb. 4 a). Überdies ist die niedergedrückte Form der Schale beiden gemeinsam (vgl. Abb. 2). Ich kann daher Lambert durchaus beipflichten, wenn er *Tripneustes gahardensis* mit „*Tripneustes variegatus*" [ein Synonym von *Tripneustes gratilla* (Linné 1758)] in näheren Zusammenhang bringt (Lambert 1906, S. 77). Auch mit einer weiteren fossilen Form, nämlich mit *Tripneustes depressus tobleri* Jeannet 1928 aus dem Miozän von Venezuela, zeigt *Tripneustes ventricosus austriacus* einige Ähnlichkeiten. *Tripneustes depressus tobleri* hat aber sehr primitive, schmale, gleichmäßig entwickelte und gleichlange Ambulacralplatten, von denen jede dritte oder vierte im Zwischenporenfeld nur eine Warze trägt. Außerdem ist *Tripneustes depressus tobleri* viel kleiner. Nach Jeannet nimmt *Tripneustes depressus tobleri* eine Stellung zwischen dem pliozänen *Tripneustes depressus californicus* (Kew 1914) aus Kalifornien und *Tripneustes schneideri* von Madura ein.

[4] Als Autor des *Tripneustes gahardensis* wird überall Seunes 1896 (Bull. Soc. sc. et méd. de l'ouest, Bd. V, Nr. 2) angegeben. Seunes hat jedoch in der diesbezüglichen Arbeit das Fundstück aus den Faluns der Bretagne zu *Tripneustes parkinsoni* Agassiz 1846 gestellt und nur für den Fall, daß sich späterhin in Anbetracht der festgestellten Unterschiede die Sonderstellung des Fundobjekts ergeben sollte, den Namen „*gahardensis*" vorgeschlagen. Solche Konditionalnamen sind aber nach den Nomenklaturregeln unwirksam. Autor des *Tripneustes gahardensis* ist daher Lambert 1906, der die Selbständigkeit der Art erstmals erkannt und den von Seunes vorgeschlagenen Namen vergeben hat.

[5] Die Tafel selbst ist irrtümlich mit „Pl. VI" bezeichnet.

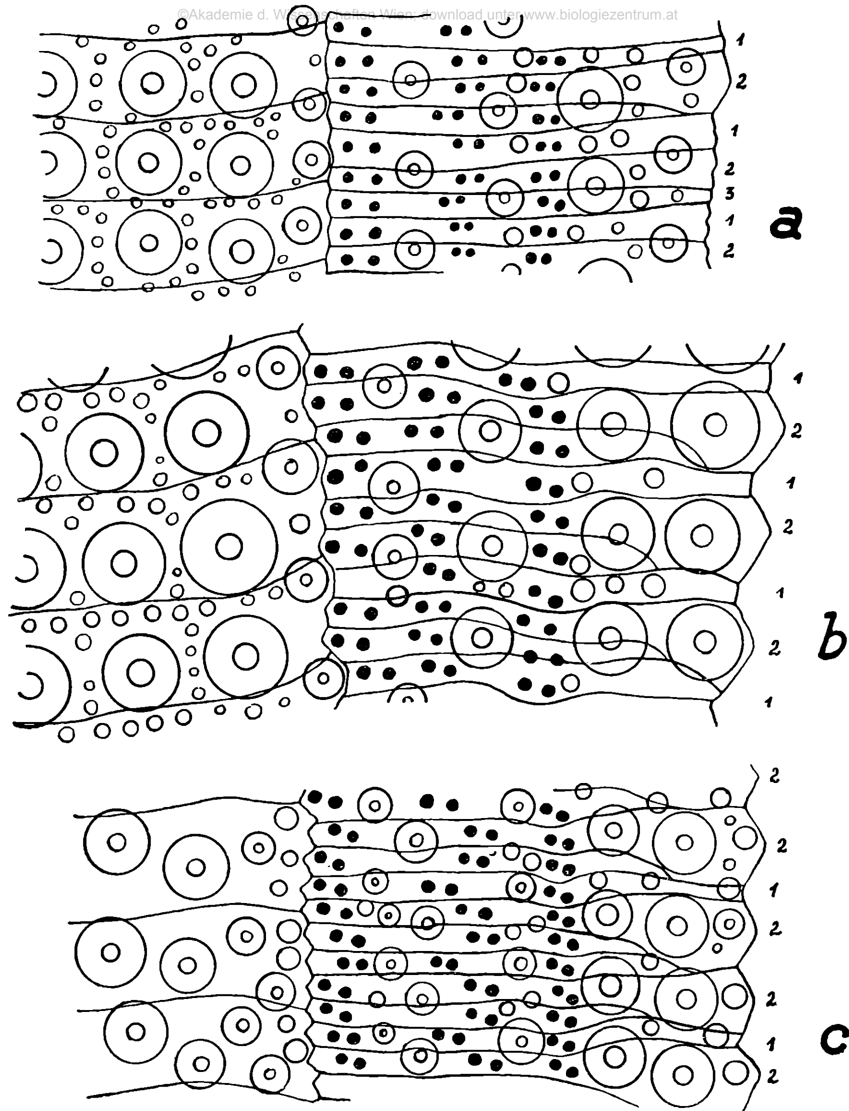


Abb. 4. Bau des Ambulacrums und der anschließenden Teile des Interambulacrums bei a) *Tripneustes gratilla gahardensis* Lambert aus dem Unterhelvet von Vilovi bei Panades (nach Lambert 1906). b) *Tripneustes ventricosus austriacus* nov. ssp. aus dem Torton von Kalksburg bei Wien. c) *Tripneustes ventricosus* Lamarck, rezent von Westindien. Exemplar mit Anklängen an *Tripneustes depressus* A. Agassiz.

Zu den restlichen, recht spärlichen Funden fossiler Tripneustiden (*Tripneustes parkinsoni*, Agassiz 1846) aus dem Miozän der Provence, Sardiniens, Korsikas und weiterer südwesteuropäischer Fundorte, *Tripneustes proavis* (Duncan & Sladen 1885) und *Tripneustes antiquus* (Duncan & Sladen 1885) aus dem Miozän des Distriktes Bombay, *Tripneustes schneideri* (Boehm 1882) aus wahrscheinlichem Miozän der Insel Madura (NO-Java), *Tripneustes planus* (L. Agassiz 1840) aus dem Unterhelvet des Rhônebeckens und *Tripneustes depressus californicus* (Kew 1914) aus dem Pliozän der Coyote Mountains, Kalifornien, hat unsere Form keine engeren Beziehungen. Aus dem Torton des benachbarten ungarischen Beckens ist bisher nur *Tripneustes* sp. durch einige Stachelfunde aus Lapugy nachgewiesen (Vardász 1915, S. 112).

Phylogenetische Bemerkungen: Die Ambulacralstruktur der Tripneustiden zeigt eine hohe Spezialisation, die im Rassenkreis des *Tripneustes ventricosus* Lamarck am weitesten getrieben erscheint. Bei allen Tripneustiden sind die Ambulacralplatten in vertikaler Richtung stark komprimiert, so daß sie schmal-leistenförmige Gestalt annehmen. Hiedurch rücken die normalerweise mehr oder minder übereinanderliegenden Porenpaare einer Ambulacralplatte in eine horizontale Linie[6], wobei das innerste Porenpaar auf der Großplatte, die zwei äußeren Porenpaare aber auf Halbplatten sitzen, die mit der Großplatte nach echinoidem Typus verschmelzen. Die Suturen der Halbplatten waren bei unserem Fundobjekt leider nur an wenigen Stellen andeutungsweise zu sehen, so daß eine Zeichnung hievon nicht angefertigt werden konnte. Hingegen konnten die Suturen der einzelnen Ambulacralplatten untereinander festgestellt werden (Abb. 4 b). Sie zeigen, daß im subambitalen Schalenbereich etwa jede dritte Platte die Mitte des Ambulacrums nicht mehr erreicht. Prüfen wir einen rezenten *Tripneustes ventricosus* (Abb. 4 c), so sehen wir, daß hier vielfach nur mehr die Hälfte der Ambulacralplatten die Mitte des Ambulacrums erreicht. Hier beginnt sich eine Entwicklung abzuzeichnen, die offensichtlich auf eine Längenreduktion einzelner Ambulacralplatten abzielt und solcherart gewissermaßen Halbplatten höherer Ordnung erzeugt.

Bei *Tripneustes schneideri* Böhm aus wahrscheinlichem Miozän von Sapocloe, Madura, sehen wir noch jede Ambulacralplatte in Form gleichmäßig schmaler, gleichlanger Leisten bis zur

[6] Dieselbe Erscheinung beobachtet man bei *Holopneustes, Stomopneustes* und *Pelanechinus* (Mortensen 1943).

Mitte des Ambulacrums durchlaufen, ebenso bei *Tripneustes depressus tobleri* Jeannet aus dem Miozän von San José de la Costa, Venezuela. Dieses primitive Entwicklungsstadium des Tripneustes-Ambulacrums kann, soweit mir das zur Verfügung stehende rezente Material eine Beurteilung erlaubt, an den subambitalen Schalenregionen heutiger Formen nicht mehr beobachtet werden. Stets zeigen sich bereits Anzeichen beginnender Verdrängung und Längenreduktion einzelner Platten in der Art, wie sie bei *Tripneustes gratilla gahardensis* Lambert aus dem Unterhelvet Südwesteuropas (Abb. 4 a) auftreten. Dieses Stadium ist anscheinend besonders im indopazifischen und im westamerikanischen Rassenkreis bis heute ziemlich unverändert geblieben, während im atlantischen Formenkreis die Verdrängung und Längenreduktion einzelner Ambulacralplatten weitere Fortschritte gemacht und dabei sogar eine gewisse Regelmäßigkeit entwickelt hat, indem je drei Platten verschiedene Stadien der Reduktion aufweisen und sich so zu einer übergeordneten Einheit finden. Auf dieser Linie bildet *Tripneustes ventricosus austriacus* nov. ssp. allem Anschein nach ein Zwischenglied (vgl. Abb. 4 a, b, c). Diese Entwicklungsreihe wiederholt sich ontogenetisch, wie an rezenten Exemplaren von *Tripneustes ventricosus* leicht nachweisbar ist. Die ältesten, adoralen Ambulacralplatten sind noch relativ hoch (Höhe : Länge = 1 : 4). Die Porenpaare fallen noch nicht in eine Linie, vielmehr liegt das mittlere Porenpaar höher und bildet mit den beiden anderen ein Dreieck; alle adoralen Ambulacralplatten erreichen in voller Höhe die Mitte des Ambulacrums. Weiter gegen den Ambitus zu nimmt die Höhe der Ambulacralplatten allmählich ab (Höhe : Länge = 1 : 5). Die Porenpaare liegen auf einer Linie, einige Ambulacralplatten beginnen gegen die Mitte des Ambulacrums auszudünnen, einzelne erreichen die Mitte nicht mehr (ähnlich wie in Abb. 4 a). Am Ambitus schließlich sind die Ambulacralplatten bereits sehr niedrig (Höhe : Länge = 1 : 6), die Porenpaare auf einer Linie und die bereits beschriebenen Längen- und Höhenreduktionen einzelner Ambulacralplatten erreicht (Abb. 4 c).

Biologische Bemerkungen: Die beträchtliche Dicke des erhaltenen Schalenbruchstückes von 1,5 mm, welche in der Gegend der Sutur zwischen Ambulacral- und Interambulacralplatten auf 4,0 mm ansteigt und die Auffindung des Schalenrestes von *Tripneustes ventricosus austriacus* in typischen Strandablagerungen läßt darauf schließen, daß diese Form ihren Lebensbereich im strandnahen Bewegtwasser hatte. Zieht man die rezenten Vertreter des Rassenkreises *Tripneustes ventricosus* zum Vergleich heran,

so findet man diesbezüglich vollständige Übereinstimmung. Die Tiere leben auf Seegrasgründen und in Korallenriffen. Die jüngeren Tiere halten sich mehr in Höhlen, unter Steinen und Korallenblöcken verborgen; die erwachsenen suchen derartigen Schutz nicht mehr auf, bedecken sich aber mit Tang- und Seegrasfetzen, Muschelschalen usw. Diesem Lebensraum entsprechend kommen Tripneustiden unter 30 m Tiefe kaum mehr vor, sind also ausgesprochene Litoralbewohner (Mortensen 1943, S. 495, 497). Angaben, nach welchen Tripneustiden in größerer Tiefe gefunden worden sein sollen (Agassiz 1880), haben sich als Fehlbestimmungen erwiesen. Nach der Darmfüllung zu schließen, fressen die Tiere Pflanzen und Detritus.

Wie aus dem Kärtchen Abb. 5 ersichtlich, sind die rezenten Tripneustiden zur Gänze auf die tropische Zone der Weltmeere beschränkt. Vergleicht man ihr Lebensgebiet mit den jahreszeitlichen Isothermen der Meeresoberfläche, so ergibt sich, daß die Tripneustiden im wesentlichen keine Meeresbereiche bewohnen, deren winterliche Jahresminima unter 20° C liegen (vgl. Abb. 5).

Berücksichtigt man, daß der vorliegende Fund der erste nach einer über ein Jahrhundert währenden Sammeltätigkeit im Wiener Becken ist und auch aus dem ungarischen Becken nur spärliche, spezifisch unbestimmbare Stachelfunde vorliegen, so darf man wohl annehmen, daß *Tripneustes ventricosus austriacus* bei uns nur ein seltener Gast gewesen sein kann, wohl deshalb, weil die winterlichen Wassertemperaturen hart an seiner propagativen Existenzgrenze lagen. Dieses jährliche Temperaturminimum vermochte ich bereits an Hand der Teredinidenfauna des Wiener Beckens mit 19° C festzulegen (Tauber 1949), so daß sich auch hier wieder eine gute Übereinstimmung in den Rückschlüssen auf die Hydroklimatologie des tortonen Wiener Beckens ergibt. Der tropische Einschlag, den unsere tortone Echinodermenfauna besonders durch einen ihrer häufigsten Vertreter (*Clypeaster*) aufwies, wird hiedurch neuerlich unterstrichen.

Von der nächstverwandten Rasse *Tripneustes ventricosus ventricosus* gibt Mortensen (1943, S. 495) an, daß die Tiere weiße oder hellgrüne Stacheln auf dunkelpurpurnem Grund tragen. Vielleicht dürfen wir nach diesen Hinweisen versuchen, uns ein Lebensbild dieses großen Echiniden vom Strand unseres Tortonmeeres zu zeichnen.

Herrn Prof. Dr. O. Kühn, der mir in zuvorkommendster Weise Literatur und Vergleichsmaterial der geologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien zur Verfügung stellte, sowie

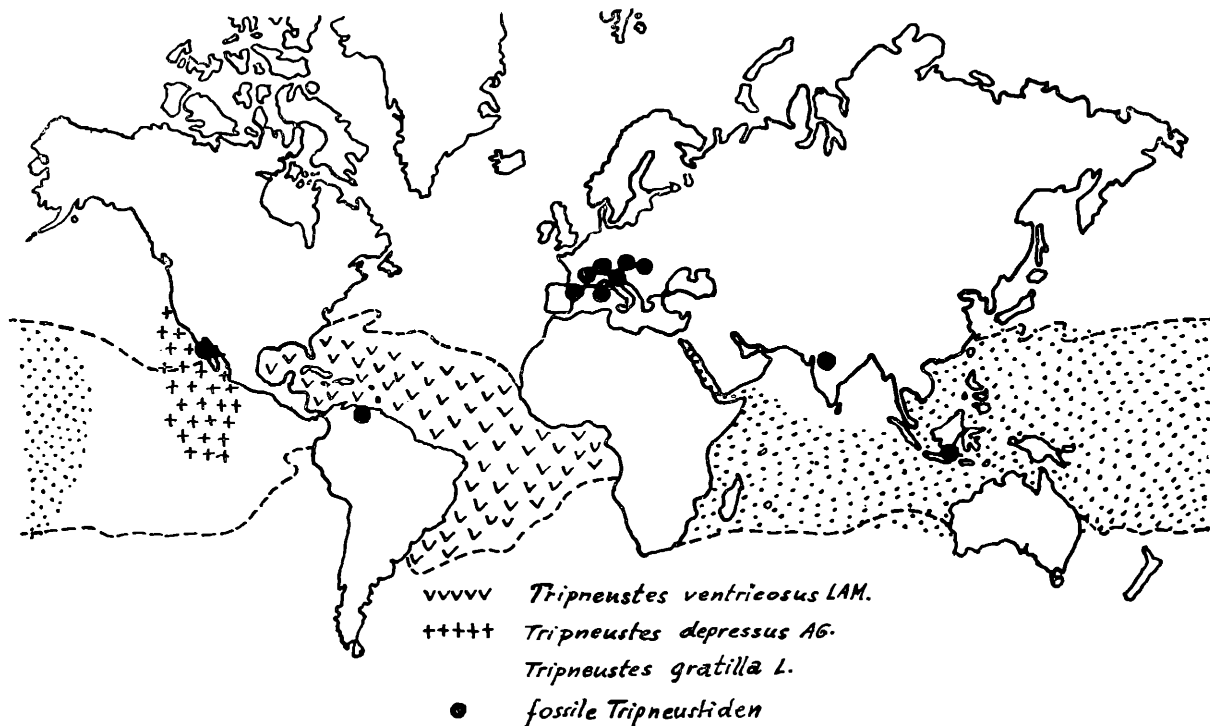


Abb. 5. Heutige und vorzeitliche Verbreitung der Tripneustiden.
Strichliert die Grenzen des äquatorialen Warmwasserbereichs, in welchem die Temperatur der Wasseroberfläche nicht unter 20° C absinkt.

Herrn Dr. R. Schönmann, welcher mir das rezente Vergleichsmaterial der Echinodermenabteilung am gleichen Museum zugänglich machte, sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Schrifttum.

Agassiz, L., 1838: Monographie d'Echinodermes vivantes et fossiles. Neuchâtel en Suisse 1838.

— 1841: Préface. In: Valentin, G., Anatomie du genre Echinus. Paris 1841.

Bell, J., 1879: Observations on the characters of the Echinoidea II: On the species of the genus Tripneustes Agassiz. Proc. zool. Soc. of London 1879.

Boehm, 1882: Über einige tertiäre Fossilien von der Insel Madura. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. XLV, 1882.

Chiocco, A., 1622: Museum Franc. Calceolarii in Veronensis a Benedicto Ceruto inceptum et ab Andrea Chiocco perfeatum. Veronae 1622.

Clark, H. L., 1912: Havaiian and other pacific Echini (Pedinidae). Cambridge, Mass., mém. mus. comp. zool. Harvard coll. Bd. 34.

Cottreau, 1913: Les Echinides neogènes du bassin méditerraneen. Ann. de l'Inst. océanographique VI, Paris 1913.

Duncan u. Sladen, 1885: A description of the fossil Echinoidea of Western Sind. Paläontologia Indica (mém. geol. Survey of India). Ser. XIV, vol. I/3. Kalkutta 1885.

Jackson, R. T., 1912: Phylogeny of the echini with a Revision of Palaeozoic species. Mém. Boston soc. nat.-hist., vol. 7, 1912.

Jeannet, A., 1928: Contribution à l'étude des Echinides tertiaires de la Trinité et du Venezuela. Mém. Soc. Pal. Suisse XLVIII, Neuchâtel 1928.

Kew, W. S. W., 1920: Cretaceous and Cenozoic Echinoidea of the Pacific coast region of North America. Univ. Calif. Publ. in Geology XII. 1919 bis 1921.

Lamarck, G. B. P. A. de, 1816: Histoire naturelle des animaux sans vertèbre III. Paris, I. Ed.

Lambert, J., 1906: Description des Echinides fossiles de la province de Barcelone. 2. et 3. partie: Echinides des terrains miocène et pliocène. Mém. de la soc. géol. de France; Paléontologie, t. XIV, fasc. 2—3. Paris 1906.

— 1910: Description des Echinides des terrains néogènes du bassin du Rhône. Mém. de la soc. paléontol. suisse, vol. XXXVII., Genève 1910.

Linne, K. v., 1758: Systema naturae sive regna tria naturae systematice proposita. X. Auflage.

Mortensen, Th., 1943: A Monograph of the Echinoidea III_2 Camarodonta I, Kopenhagen 1943.

Rensch, B., 1934: Kurze Anweisungen für zoologisch-systematische Studien. Leipzig 1934.

Tauber, A. F., 1949: Die Teredinden des Wiener Miozäns. Anz. der Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Jg. 1949, Nr. 5.

Troschel, F. H., 1872: Die Familie der Echinocidariden I. (Arch. f. Naturgesch., Bd. 38).

Vardász, M. E., 1915: Die mediterranen Echinodermen Ungarns. Geologica hungarica, t. I, Fasc. 2, Budapest 1915.